Versuch einer historischen Deutung des Verbreitungsbildes der mediterranen und europäischen Süßwasserdecapoden

Von GERHARD PRETZMANN

Mit 4 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 5. März 1987 durch das w. M. WILHELM KÜHNELT)

Viele Verbreitungsgrenzen finden ihre Erklärung in den Ansprüchen der betreffende Formen an die Umwelt; dazu ist die Nordgrenze der Verbreitung von *Potamon* zu rechnen, die ziemlich genau mit der 0°-Jännerisotherme zusammenfällt. Andere Verbreitungsbilder, wie etwa das Fehlen dieser Gattung in Spanien sowie das insuläre Vorkommen von Astaciden auf dem Apennin oder in Seen des inneranatolischen Hochlandes, legen jedoch eine historische Deutung nahe.

Leider sind fossile Reste süßwasserbewohnender Decapoden nur sehr spärlich. Die wenigen Belege bestätigen aber die Annahme weiträumiger Verschiebungen vom ausgehenden Tertiär bis zur Gegenwart.

Bei Betrachtung der Chorologie fällt auf, daß zwischen bestimmten Gruppen Allopatrie besteht, nicht nur innerhalb der Gattungen und Arten, sondern auch zwischen Krabben und Krebsen, vermutlich auch zwischen Süßwassergarneelen und Süßwassermysidaceen. Dabei zeigt es sich, daß die Flußkrebse Gebiete besiedeln, die den Krabben infolge niedrigerer Temperaturen verschlossen sind. Umgekehrt kommen Flußkrebse in weiter südlichen Ländern vor, wie etwa in Spanien und Portugal, in denen Süßwasserkrabben aus historischen Gründen fehlen. Möglicherweise hängt diese Dominanz der Astaciden mit dem stärker entwickelten Brutpflegeverhalten zusammen. Die Temperaturgrenze zeigt sich vielfach auch im Hinblick auf Höhenstufen: So kommen Flußkrebse in den höheren Lagen des Apennins vor, während die umgebenden tieferen Lagen von *Potamon* bewohnt werden. Sympatrie konnte in einigen größeren Seen festgestellt werden (Sapancasee, Egerdirsee, Albanersee). Ob es sich hier vielleicht um eine Tiefenschichtung des Auftretens handelt, ist noch nicht bekannt. Süßwassergarneelen und Potamiden wurden mehrfach sympatrisch beobachtet.

Das allopatrische Verbreitungsbild der Potamidenarten und -rassen entspricht durchaus den Verhältnissen, wie sie von E. MAYR für die Aufspaltung durch Isolation geschildert wurden. Das Endstadium der Entwicklung, wobei nach dem Aufbau von Bastardierungsbarrieren und Anpassung an verschiedene ökologische Bedingungen wieder geographische Überschiebung erfolgen kann, ist im allgemeinen bei den Süßwasserkrabben noch nicht erreicht. Bei den Potamiden des mediterran-vorderasiatischen Raumes findet sich vielleicht ein Ansatz dazu in der Beziehung zwischen *Orientopotamon* und *Pontipotamon* in der Türkei

und in Persien, indem *Pontipotamon* in den Oberläufen in kleineren Bächen, *Orientopotamon* in den Hauptwasseradern gefunden wurde (in unmittelbar aneinandergrenzenden Bereichen innerhalb des gleichen Flußsystems), obschon sonst weiträumig Allopatrie besteht. Bei den südamerikanischen Pseudothelphusiden dürfte dieser Prozeß schon etwas weiter fortgeschritten sein, da sich in Ecuador regelmäßig ein derartiges Verbreitungsbild findet: Die großen Arten des Subgenus *Hypolobocera* in den Unterläufen, die kleinen Arten der Subgenera *Lindacatalina* und *Moritschus* bei Quellbächen. Eine ähnliche Beziehung besteht auch wahrscheinlich zwischen *Allacanthos* und *Megathelphusa* bzw. *Ptychophallus*.

Die Astaciden sind älteren Ursprungs als die Süßwasserkrabben. Die ältesten fossilen Reste sind aus dem Paleocän des Pariser Beckens bekannt. Wenn wir die Astaciden als monophyletische Gruppe ansehen, müssen wir aus der Tatsache des Vorkommens auf der südlichen Hemisphäre den Schluß ziehen, daß sie einst weltweit verbreitet waren, wie ORTMANN dies angenommen hat. Die Süßwasserkrabben sind seit dem oberen Miocän der Süßwasserablagerungen von Oeningen und Sigmaringen bekannt, sie sind also wahrscheinlich wesentlich jünger. Sie haben die mediterranen und tropischen Bereiche der Erde besiedelt und wahrscheinlich die Flußkrebse in die kälteren Gebiete zurückgedrängt. Auf Madagaskar zeigt sich das gleiche Verbreitungsbild wie am Apennin: Die Flußkrebse in höheren Gebirgsregionen, die Flußkrabben in tieferen Lagen.

BOTT und andere Autoren haben die Auffassung vertreten, daß die Flußkrebse erst in geologisch sehr kurzer Zeit vom Meeresleben ins Süßwasser eingedrungen seien, und das Auftreten von *Astacus* in brackischem, sogar marinem Wasser beim Schwarzen Meer und im Kaspischen Meer als Indiz dafür angesehen. Das wäre aber im Widerspruch zur Auffassung ALBRECHTS, daß die Morphologie des Astacus-Carapax als Anpassung an das Süßwasserleben zu verstehen sei; ein Rückzug ins Meer würde dem eher entsprechen.

Verschieben sich die Verbreitungsgrenzen rivalisierender Gruppen infolge klimatischer Änderungen, kann das ebenfalls ein Faktor sein, der bis dahin kompakte Verbreitungsgebiete aufspaltet und damit den Anstoß zur Herausbildung unterschiedlicher Formen gibt.

Im mittleren Miocän bildete sich die erste Landverbindung vom Südkontinent nach Europa. Zu diesem Zeitpunkt können die neu entstandenen Süßwasserkrabben von Süden her eingedrungen sein und die Flußkrebse nach Norden zurückgedrängt haben. Nach BOTT handelte es sich um Vertreter der Potamonautes-Gruppe. Diese Zuordnung wäre vielleicht noch kritisch zu untersuchen. Jedenfalls ist es vorstellbar, daß die Flußkrebse teilweise auch in höhere Lagen zurückgedrängt wurden, ähnlich wie dies heute im Apennin der Fall ist. In dieser Isolierung wäre die Entstehung von *Austropotamobius* (diese Bezeichnung sollte wenigstens als subgenerisch beibehalten werden) plausibel.

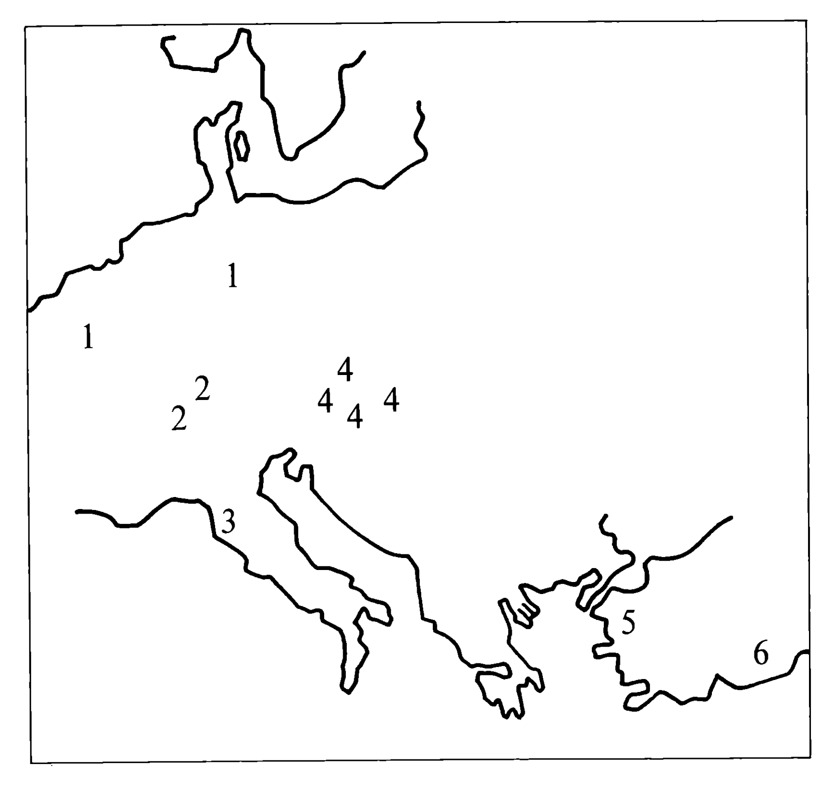


Abb. 1: Fossilfunde von Decapoden:
1 Astacus (Oligocän)
2 Potamonautinae (unt. Miocän)
3 *Potamon (Thelphusa)* Pliocän
4 *Pontipotamon* Pliocän
5 *Potamon* s. str. Pliocän
6 *Centropotamon* Pliocän

Potamon tauchte nicht später als im oberen Miocän in Ost- und Südeuropa auf. Vorübergehende Isolierung auf Inseln in der Folge war die Ursache der Herausbildung der heutigen Subgenera und Arten.

Nimmt man eine ursprüngliche Besiedlung Europas durch Potamonautiden an, wäre die Ursache ihres völligen Verschwindens aus diesem Raum gesondert zu untersuchen. Für ein derartiges Modell könnten mehrere Ursachen erwogen werden. Potamonautiden stellen vermutlich etwas höhere Ansprüche an die Temperatur als Potamiden. Das Auftreten relativ kleinerer Potamonautidenarten auf gleicher geographischer Breite würde dafür sprechen. (Bei den Süßwasserkrabben gilt die Bergmannsche Regel im umgekehrten Sinn.) Gemeinsame Vorfahren von Potamonautiden und Potamiden mögen im arabischen Becken gelebt haben. Die Vorfahrengruppe der Potamiden könnte im langsam ansteigenden Himalayagebiet eine Anpassung an etwas kühlere Bedingungen erfahren

haben. Bei ihrem späteren Eindringen in Europa könnten sie die kleineren nördlichsten Potamonautiden verdrängt haben. Ein anderer Faktor könnte die Austrocknung Süd- und Südwesteuropas im Pontian gewesen sein.

Daß die Eiszeit große Veränderungen in der Verbreitung der Süßwasserdecapoden bringen mußte, ist evident. Die Süßwasserkrabben verschwanden wieder aus Europa bis auf kleine Refugien in Griechenland, der Südtürkei, möglicherweise auch in Süditalien. Hier und auf de abgetrennten Mittelmeerinseln bildeten sich die heutigen Unterarten heraus. *Austropotamobius* besiedelte die frei gewordenen Gebiete Südeuropas. Es kam vermutlich jetzt zur Trennung von *pallipes* und *torrentium*. *Astacus* wanderte auf den Balkan, in die Türkei und wurde vermutlich auch in Brackwasserregionen und ins Kaspische Meer durch die Bodenvereisung gedrängt.

Nach der Eiszeit konnten die Astaciden ihre heutigen natürlichen Lebensräume besetzen, wurden aber im Süden von den vorrückenden Potamiden verdrängt. In der Türkei konnten sich Restpopulationen in den größeren Seen halten. *Centropotamon* drang im Kizilirmaktal vor und isolierte Gruppen von *Pontipotamon*, die unterschiedliche Nationes bildeten. Weiters kam es zur Bildung von Nationes durch Isolierung auf Mittelmeerinseln.

Durch die Aufhebung von Barrieren, wobei auch der Wechsel von humiden und Trockenperioden eine Rolle gespielt haben mag, kann es zu Genintrogressionen gekommen sein. *(P. setiger – P. potamios, P. magnum – P. potamios, P. hueceste – P. potamios.)*

Eine Folge der Eiszeit dürfte auch die Aufspaltung von *Atyephyra desmaresti* und *Palaemonetes varians* in geographische Rassen durch Isolierung in Rückzugsgebiete gewesen sein.

Nacheiszeitlich erfolgten anthropogene Faunenveränderungen. So wurden (teilweise auch schriftlich belegt) insbesondere Flußkrebse der Art *Astacus astacus* an vielen Orten in Österreich, der Schweiz und Frankreichs sowie in Nord- und Osteuropa ausgesetzt. Vermutlich wurde auch das Atlasgebirge mit Potamiden aus Südgriechenland beschickt. In neuerer Zeit wurden Astaciden aus Nordamerika *(Orconectes, Pazifastacus)* in Europa eingeschleppt.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die chorologischen, palaeontologischen, palaeogeographischen Fakten sowie die systematischen und feinsystematischen Befunde sich zu einem Bild der historischen Bedingung der Situation zusammenfügen lassen. Die konkrete Deutung, im Versuch einer Rekonstruktion der evolutiven Dynamik, ist natürlich hypothetisch und bedarf weiterer Untersuchungen in vielen Details. Vor allem wäre eine Vermehrung des spärlichen Fossilmaterials wichtig.

Sicherlich haben auch die Zwischeneiszeiten eine nicht zu vernachlässigende Rolle gespielt, insbesondere auch zur Frage der Genintrogression.

Abb. 2: Eindringen von Süßwasserkrabben im Miocän
1 ? Potamonautiden 2 Potamiden-Ursprung

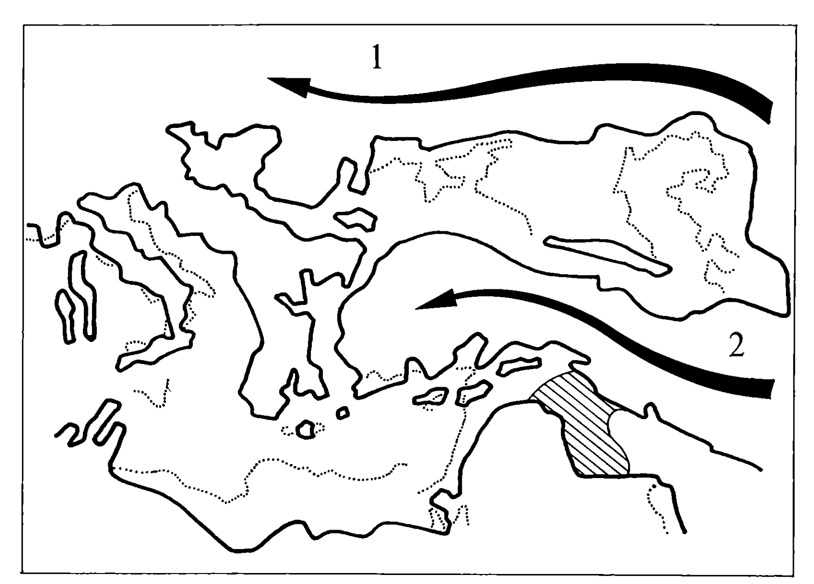


Abb. 3: Bewegungen von Potamiden im Pliocän
1 *Pontipotamon* 2 *Potamon* (u. *Thelphusa?*)

Karten der Abb. 2 und 3 in Anlehnung an RÖGL und STEININGER 1983. Die punktierten Linien stellen die heutigen Küstenlinien dar.

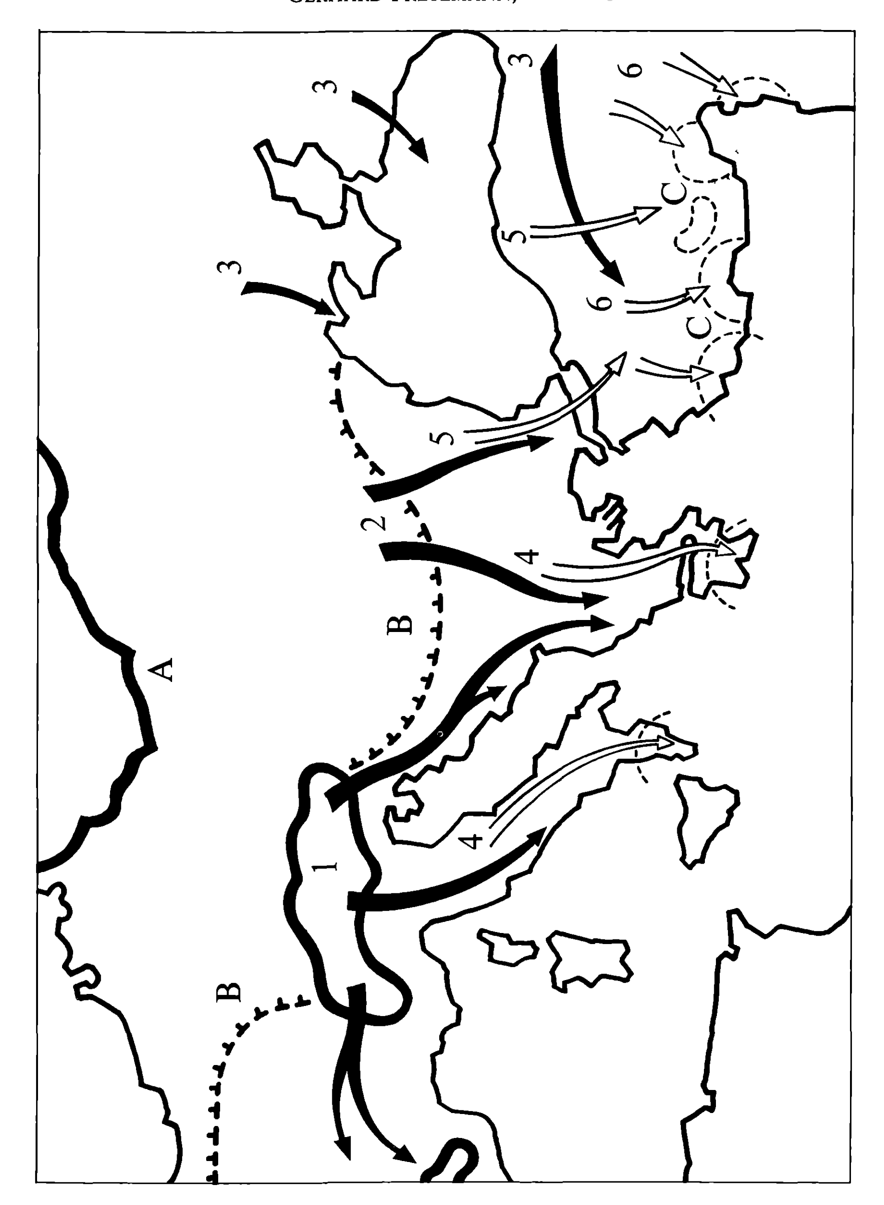


Abb. 4: Decapodenwanderungen in der Eiszeit

A Eisgrenze
B Grenze des ständig gefrorenen Bodens
C Refugien von Potamiden (Grenzziehung hypothetisch)
1 Ausbreitung von *Astacus (Austropotamobius)*
2 Ausbreitung von *Astacus astacus*
3 Ausbreitung von *Astacus pallipes*
4 Rückzug von Potamon *(Thelphusa)*
5 Rückzug von Potamon *(Pontipotamon)*
6 Rückzug von Potamon *(Potamon)*

Literatur

ALBRECHT, H. (1982): Das System der europäischen Flußkrebse (Decapoda, Astacidae): Vorschlag und Begründung. Mitt. Hamb. zool. Mus. Inst. **79,** 187–210.

ALBRECHT, H. (1983): Besiedlungsgeschichte und ursprüngliche holozäne Verbreitung der europäischen Flußkrebse. Spixiana *6* (1), 61–77.

ALBRECHT, H. (1983): Die Protastacidae n. fam., fossile Vorfahren der Flußkrebse? N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1983 (1), 5–15.

BACHMAYER, F., und PRETZMANN, G. (1971): Krebsreste aus den altpliozänen Süßwasserablagerungen des Eichkogels bei Mödling, Niederösterreich. Ann. Nat. Mus. Wien **75,** 283–291.

BOTT, R. (1950): Die Flußkrebse Europas. Abh. Senkenberg. Nat. Ges. **483,** 1–36.

BOTT, R. (1955): Die Süßwasserkrabben von Afrika und ihre Stammesgeschichte. Ann. Mus Roy Congo Belge *3* (3), 1, 3, 212–349.

BOTT, R. (1969): Präadaption, Evolution und Besiedlungsgeschichte der Süßwasserkrabben der Erde. Natur u. Museum 99 (6), 266–275.

BOTT, R. (1970): Die Süßwasserkrabben von Europa, Asien und Australien und ihre Stammesgeschichte. Abh. Senkenberg **526,** 1–338.

BOTT, R. (1972): Besiedlungsgeschichte und Systematik der Astaciden Westeuropas unter besonderer Berücksichtigung der Schweiz. Rev. Suisse Zool. 17 (1), 13, 387–408.

COLOSI, G. (1919): Potamonidi conservati nel R. Museo Zoologico di Firenze. – Bull. Soc. Ent. it. **50,** 39.

COLOSI, G. (1920): I Potamonidi del R. Museo Zoologico de Torino. – Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino **35,** 734.

COLOSI, G. (1921): Un Potamonide del Sinai. Natura, Riv. Soc. It. Sc. Nat. Milano **12,** 204.

COLOSI, G. (1932): Crostacei Decapodi dei Laghi albanesi. – Atti Acc. Vent. Trent. – Istriana **22,** 107.

COIFMANN, I. (1938): Nota sul *Potamon edule* dell Anatolia. – Boll. Zool. Torino (111) 223.

ERPENBECK, J., et ALTEVOGT, R. (1966): Ein bemerkenswerter Abwehrmechanismus bei *Potamon* (Crustacea Brachyura). – Naturwissenschaften, Berlin, **53** (7), 1.

GHIAVARINI, I. (1934): Ricerche sur *Potamon edule* di isole dell'Egeo. – Arch. Zool. It. **20,** 67.

GHIGHI, A. (1929): Ricerche faunistiche nelle Isole italiane dell'Egeo Potamonidi. – Arch. Zool. Ital. **13,** 243.

HOLTHUIS, L. B. (1961): Report on a Collection of Crustacea Decapoda and Stomatopoda from Turkey and the Balkans. – Zool. Verh. Leiden 47, 1–67.

KARAMAN, M. S. (1962): Ein Beitrag zur Systematik der Astacidae. Crustaceana **3,** 173–201.

LAGARDERE, J. P. (1971): Les Crevettes des Côtes du Maroc. Trav. Inst. Rabat **36,** 1–140.

LINGAU, N. G. (1928): Zur Ökologie der Süßwasserkrabbe *Potamon ibericum* (BIEBERSTEIN). Russ. Hydrobiol. Z. (Saratow) **7,** 179.

MATTEOTTI, A. (1919): Nota sulla variabilita di *Potamon edule.* – Bull. Oc. Ent. Ital. Firenze **5,** 12.

PARISI, B. (1913): Excursioni Zoologiche del Dr. Enrico FESTA nell Isola di Rodi. Decapodi. – Bull. Comp. Torino **28** (677), 1.

PESTA, O. (1913): Decapoden aus Mesopotamien. – Ann. Nat. Mus. Wien **27,** 18.

PESTA, O. (1926): Carcinologische Mitteilungen. – Arch. f. Hydrobiol. **16,** 605.

PESTA, O. (1930): Decapoda und Süßwasserproben. – Sber. Akad. Wiss. Wien **146** (4) 289.

PESTA, O. (1937): Süßwasserkrabben des südlichen Griechenland. – SBer. Akad. Wiss. Wien **146** (5), 237.

PESTA, O. (1937): Vergleichende Untersuchungen zur Kenntnis der geogr. und vewandtschaftlichen Grenzen zwischen den Süßwasserkrabben *Potamon fluviatile* und *Potamon potamios.* – Zool. Jb. Syst. **69,** 93.

PESTA, O. (1943): Süßwasserkrabben von der Insel Kreta. – SBer. Akad. Wiss. Wien **152** (1), 1.

PESTA, O. (1951): Ergebnisse der österreichischen Iran-Expedition. – Studien an Süßwasserkrabben aus Persien. – SBer. Akad. Wiss. Wien **160** (5), 349.

PRETZMANN, G. (1962): Die Mediterranen und Vorderasiatischen Süßwasserkrabben (Potamiden). – Ann. Naturhist. Mus. Wien **5,** 205.

PRETZMANN, G. (1971): Scheren und Scherenbezahnung bei *Potamon.* Ann. Nat. Mus. Wien **75,** 489–502.

PRETZMANN, G. (1971): Werden die Flußkrabben in der Türkei durch die Süßwasserkrabben verdrängt? Vivarium Wien **1** (1), 9–10.

PRETZMANN, G. (1972): Some fossile Chelae of river crabs and the distribution of Potamon. Thalassia Jugoslavica **8** (1), 71–74.

PRETZMANN, G. (1973): Grundlagen und Ergebnisse der Systematik der Pseudothelphusidae. – Z. zoo. Syst. u. Evol. **11** (3), 196.

PRETZMANN, G. (1977): Notizen zur Biologie der Süßwasserkrabben. – Anz. Österr. Akad. Wiss. 1977 (7), 87–89.

PRETZMANN, G. (1979): Zur Systematik, Chorologie und Taxonomie der Potamiden Griechenlands und der Türkei. – 12 Sympos. Intern. Zoogeogr. Ecol. Grece et Reg. Avois., Athen 1978.

PRETZMANN, G. (1980): Potamiden aus Griechenland (leg. MALICKY, leg. PRETZMANN) Ann. Naturhist. Mus. Wien **83, 667.**

PRETZMANN, G. (1983): Die Süßwasserkrabben der Mittelmeerinseln und der westmediterranen Länder. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **84B,** 369.

PRETZMANN, G. (1983B): Die Süßwasserkrabben der Türkei. – Ann. Naturhist. Mus. Wien **84B,** 281.

PRETZMANN, G. (1984): Zwei neue Unterarten von *Potamon (Potamon) potamios* OLIVIER. – Ann. Naturhistor. Mus. 87B, 255–260.

PRETZMANN, G.: Potamon (Pontipotamon) *ibericum tauricum* Czerniavsky *chiosis,* nov. Natio. Ann. Naturhistor. Mus., in Druck.

PRETZMANN, G. (in Vorbereitung): A Contribution to a historic Analysis of Mediterranean Freshwater Decapods Chorology. – Symposion on Decapoda Mediterranea, Barcelona 1985.

RÖGL, F., und STEININGER F. F. (1983): Vom Zerfall der Thethys zu Mediterran und Parathethys. Ann. Nat. Mus. Wien **85**/A, 135–163.

SARDINI, A. (s. VANNINI, M.).

STAROBOGATOV, J., und VASSILENKO, S. (1979): Zur Systematik der Süßwasserkrabben der Familie Potamidae (Crustacea Decapoda, Brachgura) des Mittelmeergebietes und Vorderasiens. – Zool. I. Leningrad **58**, 12, 1790–1801.

SZOMBATHY, K. (1916): Tertiäre Formen der Gattung *Potamon*. – Ann. hist. Nat. Mus. Hist. nat. Hungarici **14**, 405.

VANNINI, M., et SARDINI, A. (1971): Aggressivity and Dominance in River Crab *Potamon fluviatile* (HERBST).

Ältere Arbeiten (vor 1904): s. RATHBUN, 1904, oder PRETZMANN, 1962.